

0-772724

На правах рукописи
УДК 597.553.2:597-15

Есин Евгений Владиславович

**СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЫБ
ТИПИЧНОЙ МАЛОЙ РЕКИ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ**

Специальность 03.00.10 — ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2008

Работа выполнена в лаборатории воспроизводства лососевых рыб
Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и
океанографии (ВНИРО)

Научный руководитель:

кандидат биологических наук
Леман Всеволод Николаевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Кляшторин Леонид Борисович

кандидат биологических наук
Шевляков Евгений Александрович

Ведущая организация:

Московский Государственный Университет
им. М.В. Ломоносова, биологический
факультет

Защита состоится 28 ноября 2008 г. на заседании диссертационного
совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу: 107140, г. Москва, ул.
Верхняя Красносельская, д. 17. Факс 8 (499) 264-91-87, электронный адрес
sedova@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Автореферат разослан 27 октября 2008 г.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ



0000510568

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

М.А. Седова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Образуя основу речной сети, малые водотоки определяют гидрологическую, гидрохимическую и биологическую специфику крупных пресноводных бассейнов (Авакян, Широков, 1994; The ecology..., 1986). В силу тесноты и простоты связи с водосборной территорией они быстро реагируют на изменения природных и техногенных факторов, причем влияние последних по масштабу может быть сопоставимо с влиянием естественных процессов. Это позволяет рассматривать экосистемы малых рек как модели тех или иных антропогенных преобразований (Алексеевский и др., 1999).

На западной Камчатке малые водотоки составляют более 90 % длины речной сети (Вода России..., 2001). Доказана их высокая значимость в формировании и поддержании биологического разнообразия, в том числе в отношении рыбной составляющей (Богатов, 1994; Hartman et al., 1982). Именно в малых реках региона воспроизводятся эндемичные проходные (камчатская семга), жилые (гольцы, хариус) и карликовые (гольцы, микижа) формы рыб (Мальцев, 2007; Павлов и др., 2001; Черешнев и др., 2002).

Роль малых водотоков в поддержании численности промысловых тихоокеанских лососей и гольцов заключается в использовании их обширных нагульных и зимовальных площадей молодью видов с продолжительным пресноводным периодом жизни (кижуч, чавыча, нерка, гольцы). Плотность обитания в притоках часто значительно выше, чем в главных руслах (Смирнов, 1975; Pacific salmon, 1995; Cote, 2007 и др.), а условия обитания в малых реках и ручьях во многом определяют численность не только жилых, но и проходных лососевых рыб (Bradford et al., 2001; Sharma, Hilborn, 2001).

Последние работы в области изучения малых водотоков (Экологическое состояние..., 2003; Живоглядов, 2004; Экосистема малой..., 2007; Stanford et al., 2005; Tockner et al., 2006) показали наличие сложных многоуровневых связей между структурой сообществ гидробионтов и условиями среды. Вместе с этим на Камчатке такого рода работы за редким исключением (Семко, 1954) не проводились. Ввиду трудоемкости комплексных исследований их эффективное

выполнение возможно лишь на ограниченном количестве объектов с высоким разнообразием условий среды. Выбранная для изучения р. Начилова, принадлежащая бассейну р. Большая, дренирует все типы ландшафтов западной Камчатки, и поэтому может быть рассмотрена как типичная лососевая река региона.

Цель исследования: получить природный эталон для проведения биомониторинга при оценке различных видов антропогенного воздействия на экосистемы малых лососевых рек.

Для достижения цели поставлены следующие задачи:

- разработать классификацию мест обитания речных рыб и на ее основе выполнить продольное зонирование исследуемого бассейна по типу и морфологии русел, описать биотопическую структуру выделенных зон;
- определить структуру ихтиофауны и численность рыб в бассейне, внутри- и межзональные различия рыбного населения, а также его межгодовые изменения;
- сравнить фенотипическое разнообразие молоди массовых видов лососевых рыб, связанное с различиями в условиях обитания в разных зонах бассейна;
- изучить кормовую базу рыб (зообентос и дрефт) и изменение питания наиболее массового вида лососевых рыб вдоль продольного профиля бассейна, а также пищевые отношения рыб в зоне наибольшего разнообразия ихтиофауны.

Научная новизна. Впервые для Камчатки представлены количественные данные по видовому составу, численности, биомассе и разнообразию мест обитания рыб, а также их закономерные изменения по длине малой реки от истоков до устья. Приводится комплексная иерархическая классификация речных местообитаний (зоны и биотопы в их составе) на основе четких количественных критериев. Показана зависимость структуры, численности населения и морфологии молоди лососевых рыб от разнообразия типов и морфологии русел малых водотоков. Показана связь между обилием зообентоса и дрефта и особенностями питания рыб вдоль продольного профиля реки.

Практическое значение. Разработан методический подход оценки биологического разнообразия и продуктивности малых рек западной Камчатки с учетом разнообразия среды обитания. Результаты районирования могут быть использованы для обоснования выбора ключевых участков рек, важных для поддержания биоразнообразия и требующих приоритетной охраны. Разработаны методические рекомендации по проведению оценки численности лососевых рыб с учетом разнообразия типов и морфологии русел рек.

Апробация работы. Основные результаты исследований были представлены на V, VI, VII и VIII международных научных конференциях "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей" (Петропавловск-Камчатский, 2004, 2005, 2006 и 2007); на XII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов-2005" (Москва); на III и IV чтениях памяти В.Я. Леванидова (Владивосток, 2005, 2008); на научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова "Современное состояние водных биологических ресурсов" (Владивосток, 2008); на X международном симпозиуме "Effects of river sediments and channel processes on social, economic and environmental safety" (Moscow, 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ, в том числе 5 статей, из которых 1 в журнале, рекомендуемом ВАК, и 1 книга.

Основные положения, выносимые на защиту:

- классификация мест обитания рыб по зонам и биотопам;
- выявленные закономерности зонального распределения нерестилищ, структуры и населения и численности рыб;
- выявленные зональные особенности скорости роста, структуры чешуи и отолитов и внешней морфологии лососевых рыб;
- выявленные особенности питания молоди лососевых рыб, связанные с зональным изменением кормовой базы.

Структура диссертации. Работа изложена на 296 страницах, содержит 75 таблиц и 57 рисунков. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и списка литературы, содержащего 332 источника.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность за всестороннюю помощь и ценные советы при подготовке работы своему научному руководителю к.б.н. В.Н. Леману. В обработке и описании гидробиологического материала, а также изучении питания рыб неоценимую помощь оказали к.б.н. В.В. Чебанова и С.Э. Френкель (ВНИРО). Автор также признателен к.г.н. С.Р. Чалову (МГУ, ВНИРО) за помощь в сборе и обработке гидрологических данных. За предоставленные материалы по авиаучетам нерестилищ автор признателен А.В. Маслову (КамчатНИРО). Работа не состоялась бы без помощи начальника Карымайского КНП КамчатНИРО С.Н. Паутова. В полевых работах принимали участие Ю.В. Сорокин и А.И. Манухов (ВНИРО); А.В. Улатов (КамчатНИРО); В.Э. Федосов и А.С. Ермакова (МГУ). Работа выполнена при поддержке проекта ПРООН/ГЭФ «Сохранение биоразнообразия лососевых Камчатки и их устойчивое использование»

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Малые водотоки западной Камчатки. На основе литературных, фондовых и справочных данных дается определение малых водотоков и их географические, гидрологические и ихтиологические характеристики.

В группу малых водотоков входят временные безрыбные склоновые потоки; постоянные или временные водотоки эрозионных ложбин, оврагов и балок длиной до 2 км и площадью водосбора до 1,5 км², куда на нагул выходит молодь и жилые формы рыб; ручьи длиной до 10 км, постоянно протекающие в пределах собственных неглубоких долин с площадью до 50 км², в которых нерестятся и нагуливаются рыбы; а также малые реки длиной до 100 км и площадью водосбора менее 2000 км² (Маккавеев, 1955; Кондратьев и др., 1982).

В бассейне р. Большая водотоки короче 100 км составляют 93 % длины речной сети и 60 % водной поверхности, в них сосредоточено около 40 % от бассейновых нерестилищ чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*), 32 % — раннего кижуча (*O. kisutch*), 21 % — реофильной нерки (*O. nerka*), 18 % — кеты (*O. keta*) и 15 % — горбуши (*O. gorbuscha*). Непромысловые виды — микижа

(*Parasalmo mykiss*), в т.ч. занесенная в Красную книгу РФ проходная форма, и камчатский хариус (*Thymallus mertensii*) нерестятся только в малых водотоках.

Обосновывается, что значение малых водотоков в воспроизводстве лососевых рыб растет пропорционально увеличению густоты речной сети. На примере речных бассейнов Северной Америки с густотой речной сети 0,55—0,65 км/км² показана зависимость общей продукции смолтов от количества малых рек (Bradford et al., 2001; Sharma, Hilborn, 2001). Бассейн р. Большая отличается бóльшей разветвленностью речной сети (0,67 км/км²) и, по аналогии, можно ожидать, что количество смолтов на выходе из главной реки в большой степени определяется условиями обитания в малых реках и ручьях.

Глава 2. Материалы и методы исследования. На основе архивных и собственных данных приведены основные физико-географические характеристики бассейна р. Начилова: орография и гидрография, климат, температурный и водный режимы, мутности и т.д.

Работы на реке и ее притоках были начаты в июле 2001 г., основная их часть выполнена в июле 2003—2007 гг. на 13-ти станциях, каждая длиной от 200 до 500 м (рис. 1). О сезонной изменчивости судили по исследованиям, проведенным в сентябре и декабре 2006 г., а также в мае 2007 г.

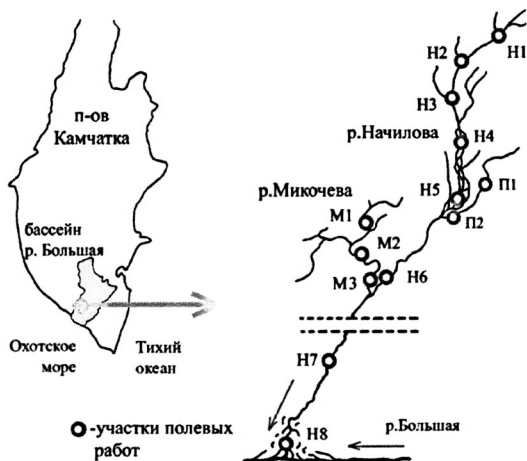


Рис 1.
Схема расположения
станций полевых работ
в бассейне р. Начилова.

Комплекс полевых работ на каждой станции включал русловые и гидрологические (Чалов, 1995; Чалов и др., 2003), гидробиологические (Методические рекомендации..., 2003) и ихтиологические (Правдин, 1966; Мартынов, 1987; Павлов и др., 2001) исследования. Обловы молоди и взрослых жилых рыб проводили сачками, мальковым неводом, ставными сетями (финского типа), вентерями, мережей, учебными поплавочными снастями, спиннингами (рыб длиннее 20—25 см), а также с помощью электролова. Структуру рыбного населения на всех станциях анализировали по количественному соотношению видов и внутривидовых форм в уловах, возрастному, размерному и половому составу. Всего за 6 лет работ было учтено около 24 тыс. экз. молоди и жилых форм лососевидных и колюшковых рыб. По 25—40 экз. разных возрастно-видовых групп с каждой станции отбирали для камеральной обработки (табл. 1), остальную рыбу выпускали обратно в реку. Для устранения влияния последствий фиксации на морфологию рыб (Leslie, Moore, 1986) соблюдалась процедура фиксации и хранения материала в 4 %-ном растворе изотоничного формальдегида. При обработке морфометрического материала использовали дискриминантные методы многомерного анализа (Дубров и др., 2003; Чебанова, Есин, 2008).

Таблица 1. Объем обработанного материала (экз.)

Вид	Биологический анализ	Промеры на регистрирующих структурах	Подсчет 9 меристических параметров	Промеры 25 пластических признаков	Изучение наполнения желудков
Кижуч	754 / 72	145 / -	118 / 0	233 / 0	352 / 0
Чавыча	90 / 48	-	-	-	-
Нерка	40 / 22	-	-	-	-
Сима	104 / 74	-	-	-	23 / 0
Кета	10 / 30	-	-	-	-
Горбуша	59 / 65	-	-	-	-
Мальма	674 / 196	135 / 0	119 / 0	270 / 0	46 / 0
Кунджа	239 / 13	-	-	-	28 / 0
Микижа	452 / 37*	-	33 / 0	-	60 / 0
Хариус	120 / 21	-	-	-	36 / 0
Колюшки	406 / 515	-	-	-	-

Примечание: перед чертой - количество молоди, за чертой — количество половозрелых рыб;

* - помимо собственных в анализе использовались литературные данные

Глава 3. Районирование р. Начилова по условиям обитания рыб.

Река Начилова вместе с впадающими в нее ручьями и водотоками овражно-балочной сети разделяется на экологические зоны нескольких типов, различающиеся специфическими местами обитания и нереста рыб. Смена зон вниз по течению происходит в соответствии с последовательной сменой типов русел (горные, полугорные, равнинные) (по [Беркович и др., 1986] с изменениями) и морфологии русел (несформировавшиеся, прямолинейные, разветвленные, меандрирующие, приустьевые) (Чалов и др., 1998). Переход между зонами сопровождается сменой предельных значений расходов воды и уклонов дна главной реки (табл. 2).

По длине реки выявлена смена 6-ти экологических зон. Горные истоки образованы ступенчатыми порожиисто-водопадными руслами (уклоны > 15 м/км, предельный расход в межень $0,2 \text{ м}^3/\text{с}$). Предгорный участок занят прямолинейными горными руслами с неразвитым рельефом дна, т.е. с тальвегом без перекатов (уклоны $10\text{—}15$ м/км, расход в межень до $0,8 \text{ м}^3/\text{с}$). Водотоки, протекающие по границе предгорий и равнины, образованы разветвленными на рукава, протоки и ключи горными руслами с перекатами и побочными (уклоны $3\text{—}10$ м/км, расход до $0,9 \text{ м}^3/\text{с}$); Полугорное русло в бассейне не выделяется. В равнинном поясе водотоки образованы меандрирующими руслами с повторяющимися перекатами, плесовыми лощинами и омутами в излуцинах (уклоны $2\text{—}3$ м/км, расход в межень до $2,1 \text{ м}^3/\text{с}$), или меандрирующими руслами без перекатов и омутов, которые приурочены к верховому болоту (уклон менее 1 м/км, расход до $0,7 \text{ м}^3/\text{с}$). На приустьевом участке в зоне действия подпора от главной реки формы руслового рельефа сглажены, появляются пойменные разветвления (уклон русла $1\text{—}2$ м/км, средний расход в межень $2,6 \text{ м}^3/\text{с}$) (Есин, Леман, 2008).

Каждая речная зона характеризуется особым набором закономерно повторяющихся русловых форм, которые представляют собой участки русел с относительно устойчивыми диапазонами условий среды. Всего выделены 7 типов русловых форм: участок прямолинейного горного русла между

соседними вынужденными излучинами в местах столкновения потока с трудноразмываемыми берегами, рукав — основной проточный водоток разветвления, отчлененный рукав (или лососевый ключ / родник), соединенный с рекой только в нижнем течении, изолированная старица, пойменная протока — мелкий боковой водоток разветвления, излучина — крутой плавный изгиб русла со смещением стрежня к внутреннему берегу на вершине поворота, а также прорванная излучина (курья) — замытая в верхнем течении излучина.

Таблица 2. Уклоны водной поверхности (м/км русла) на разных типах русел

Тип русла	Водотоки короче 2 км	Ручьи	Малые реки	
	$N_{\text{ш}} —$	$N_{\text{ш}} < 2,0$	$N_{\text{ш}} 2,0 - 5,5$	$N_{\text{ш}} 5,6 - 9,0$
Горный порожисто-водопадный	> 80	> 40	> 25	> 20
Горный с незвитыми аллювиальными формами рельефа дна (перекатами - побочными)	60 – 100	25 – 125	18 - 70	7 - 40
Горный с выраженными аллювиальными формами рельефа	40 – 80	15 – 80	7 - 30	5 - 17
Полугорный	25 – 40	10 – 20	5 - 10	5 - 7
Равнинный с выраженными аллювиальными формами рельефа (перекатами)	10 – 30	2 – 15	1 - 7	0,5 - 5
Равнинный с незвитыми аллювиальными формами рельефа	< 10	< 2	< 1	< 0,5

Примечание: $N_{\text{ш}} = \log_2 S + 1$, где S – число водотоков I-го порядка с длиной менее

10 км выше участка исследований, т.е. число ручьев

Каждая из перечисленных форм русел образована специфической мозаикой повторяющихся биотопов, т.е. ограниченным числом гидрологически и морфологически однородных элементов рельефа русла. Классификация биотопов выстроена на основе их различий по стандартным гидролого-морфологическим характеристикам — глубине, скорости течения, а также продольному и поперечному микроуклону русла, состоянию потока (по числу Фруда: бурный, спокойный, переходный) и крупности частиц грунта (по [Маккавеев, 1995; Stream inventory..., 1996; Church et al., 2001; Marcus et al., 2003; Wantzer et al., 2005]). Выделены биотопы 13-ти типов: водопады, пороги, перекаты, отмели, осередковые рукава (отмели, разделенные обсыхающими осередками), глайды (или тальвеги — центральные части горных и полугорных

русел между соседними перекатами или порогами), плесовые лощины (центральные части плесов равнинных русел), затонины (ямы под берегом за перекатами), эрозионные ямы, омуты (ямы в вершинах излучин с характерной системой течений), заводи, лимнокрены, отчлененные заводи.

Глава 4. Адаптация методов оценки численности рыб к разнообразию мест обитания. Разнообразие местообитаний в малых реках не позволяет использовать одно "универсальное" орудие и способ лова по всему бассейну. Уловистость (коэффициент уловистости) даже одного и того же орудия на разных участках реки в зависимости от количества укрытий, скорости течения, глубины, активности рыб и т.д. может различаться в несколько раз (Dauwalter, Fisher, 1997). Расчет средней уловистости для орудия сопряжен с большим количеством трудностей и малоэффективен (Трещев, 1983), а использование фиксированных значений уловистости (Золотухин, Скирин, 2003; Живоглядов, 2004; Семенченко, Крупянко, 2005) не всегда четко обосновано.

Разные методы оценки численности различаются способами учета (обловы с изъятием, «мечение, выпуск и повторной отлов», визуальная оценка), применяемыми орудиями лова (невод, электролов, загонная ловушка, верши, ставные сети) и математическими методиками обработки данных (Баранов, 1960; Курношенко, Лугарев, 1985; Hayne, 1949; Chapman, 1951; Zippin, 1956; Poole, 1974; Hankin, Reeves, 1988). Всего произведено более 2000 обловов.

Эксперимент по сравнению различных методов оценок численности, выполненный на огороженном и неогороженном участке русла, показал наибольшую точность расчетов по результатам серии троекратных обловов с изъятием по методике Зиппина. Наименьшей селективностью лова, в сравнении с загонной ловушкой и электроловом, обладал мальковый невод.

На основе опыта применения всех представленных методов оценок численности сформулированы рекомендации по выбору орудий лова и определению уловистости (рис. 2) для экспресс-оценки численности рыб на руслах разных типов и морфологии.

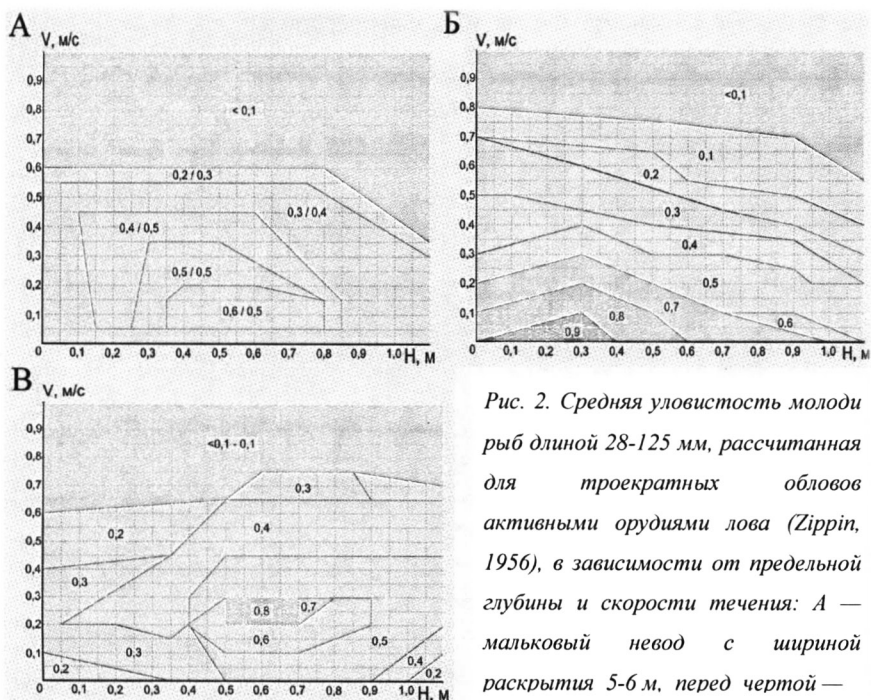


Рис. 2. Средняя ловистость молоди рыб длиной 28-125 мм, рассчитанная для трехкратных обловов активными орудиями лова (Zirpin, 1956), в зависимости от предельной глубины и скорости течения: А — мальковый невод с шириной раскрытия 5-6 м, перед чертой — для лососей, за чертой — для колюшек; Б — аккумуляторный электролов; В — сак-ловушка, площадь облавливаемых местообитаний 1-5 м².

Глава 5. Ихтиофауна р. Начилова. Рыбное население включает 13 видов проходных, полупроходных и пресноводных рыб из трех семейств и шести родов: молодь и половозрелые особи всех видов тихоокеанских лососей, мальма *Salvelinus malma*, кунджа *S. leucomaenis*, микижа (в т.ч. проходной формы), камчатский хариус, а также трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* и амурская колюшка *Pungitius sinensis*.

В составе популяций кижуча и кеты выделяются расы раннего и позднего нереста. Горбуша характеризуется наличием темпоральных группировок четных и нечетных лет. Нерка представлена летней реофильной расой, сима — проходной формой и карликовыми жилыми самцами. Чавыча заходит только в нижнее течение реки, нереста не происходит. Мальма подразделяется на

относительно немногочисленную проходную форму со стадией "тысячника" (молодь, вернувшаяся на зимовку после первого кратковременного нагула в соленой воде), массовую жилую речную форму и карликовых самцов. Кунджа представлена исключительно проходной формой, микижа — проходной и более многочисленной жилой формами. Хариус и колюшки ведут в бассейне жилой образ жизни. В работе приведены биологические характеристики всех возрастных групп и стадий онтогенеза рыб.

Глава 6. Районирование р. Начилова по структуре населения рыб.

Изменение состава уловов молоди и жилых рыб при переходе от одной зоны с характерным диапазоном условий к другой сопровождается появлением новых видов либо скачкообразным изменением во встречаемости уже имеющихся. В порожистые истоки летом единично поднимается мальма. На горных руслах без перекатов нерестятся мальма, кижуч и сима; весь год численно доминирует молодь и жилые формы мальмы, в июле-сентябре молодь кижуча и симы составляют до 30 % населения, а к началу октября весь кижуч скатывается из зоны. Еще большее разнообразие нерестящихся видов на горных руслах с перекатами, здесь воспроизводятся кижуч, нерка, кета, мальма, единично — 9-иглая колюшка. В июле-октябре, после ската сеголеток кеты и большей части нерки доминирует молодь кижуча и разновозрастная мальма, единично поднимаются крупная микижа и 9-иглая колюшка. На равнинных руслах с перекатами наблюдается максимальное разнообразие рыбного населения: идет нерест кижуча, кеты, горбуши, единично — нерки, голец, микижи, в т.ч. проходной формы, хариуса, 3-иглой, 9-иглой и амурской колюшек. В июле, после ската кеты и горбуши, население зоны образовано молодь и жилыми формами 10-ти видов рыб, преобладают кижуч, мальма и 3-иглая колюшка; в августе на нагул и зимовку из р. Большая поднимается молодь чавычи. На болотном русле, в связи с однообразием среды обитания, нерестятся только кижуч и колюшки. Круглый год здесь доминируют хариус всех возрастов и молодь кижуча. В приустьевой зоне встречаются нерестилища колюшек и единичные нерестилища кижуча. Рыбное население образовано всеми видами и

жизненными стадиями рыб, встречающимися в это время в нижнем течении р. Большая, преобладают колюшки (табл. 3).

Численное распределение рыб по бассейну также характеризуется устойчивой зональностью. В июле 2006 г. средняя плотность обитания и биомасса лососевидных рыб повышались вниз по течению горных русел с 0,1 до 1,3 экз./м² и с 0,2 до 9,8 г/м² дна соответственно. Вдоль равнинного русла главной реки показатели постепенно снижались, составив в приустьевой зоне 0,5 экз./м² и 3,3 г/м². Высокая плотность обитания лососевых (1,3 экз./м²) также зафиксирована в верхнем течении р. Микочева, которое отделено от прочих водотоков бассейна крайне неблагоприятным для обитания молодежи участком болотного русла, представляющего собой меандрирующий канал в торфянике. Средняя плотность и биомасса колюшек увеличивались вниз по течению равнинных русел с перекатами с 0,1 до 0,7 экз./м² и с 0,1 до 0,8 г/м², достигая в устье значений 2,1 экз./м² и 2,5 г/м² (рис. 3).

Несмотря на то, что соотношение видов и численность рыб в каждой из зон характеризуются выраженными годовыми колебаниями, межзональные различия состава населения по этим показателям выше межгодовых. В то же время от года к году сообществам зон присущ стабильный возрастной и видовой состав. Так, доля молодежи наиболее массовых видов рыб (кижуча и мальмы) на горных руслах без перекатов в период исследований колебалась относительно общей численности рыб на 5—10 %, средняя плотность обитания почти не менялась. На горном русле с перекатами доля молодежи кижуча в смежные годы изменялась в 2 раза, доля мальмы — в 3 раза. Средняя плотность заселения варьировала от 0,6 до 1,4 экз./м². На равнинном русле р. Микочева с перекатами доля кижуча изменялась в 2—3 раза, доля мальмы менялась от года к году в 2—4 раза. Плотность заселения участка варьировала от 0,3 до 1,1 экз./м². Численность колюшки на равнинных руслах с перекатами менялась в смежные годы в 1,5—2,5 раза.

Таблица 3. Средняя доля (%) молоди и жилых рыб разных видов в июльских уловах станций в 2001—2007 гг.

Зона	Станция	Группы видов				
		доминантные	субдоминантные	второстепенные	редкие	случайные
A	H1	мальма (100)	-	-	-	-
B	H2	мальма (78)	-	сима (17) кижуч (5)	-	-
	H3	мальма (76)	-	кижуч (14) сима (8)	-	-
C	H4	кижуч (51) мальма (44)		сима (3)	нерка (1)	микижа 9-игл.кол.
	H5	кижуч (50) мальма (45)		сима (2)	нерка (1) микижа (1) 9-игл.кол. (1)	-
	П1	мальма (50) кижуч (47)		сима (2)	нерка (1)	-
	П2	кижуч (52) мальма (42)		сима (5)	микижа (1)	9-игл. коль.
D	H6	кижуч (48)	мальма (26)	сима (7) 3-игл. кол. (6) 9-игл. кол. (4) кунджа (3) амур. кол.(3)	микижа (2) хариус (1)	нерка
	H7	кижуч (30)	3-игл.кол.(20) микижа (12) 9-игл.кол.(12)	мальма (9) кунджа (8) амур. кол.(7)	сима (1) хариус (1)	нерка
	M1	кижуч (60)	-	мальма (10) 9-игл.кол.(8) кунджа (7) микижа (6) 3-игл.кол.(4) амур. кол.(3)	сима (1) хариус (1)	-
	M3	кижуч (39)	микижа (17) 3-игл.кол.(15)	мальма (10) 9-игл.кол.(6) амур. кол.(5) хариус (4)	сима (2) кунджа (2)	нерка
E	M2	кижуч (28) хариус (28)		мальма (16) 3-игл.кол.(9) 9-иглая кол.(9) микижа (7)	амур. кол.(3)	-
F	H8	9-игл.кол.(45)	3-игл.кол.(21) кижуч (19)	амур. кол.(7) чавыча (2)	мальма (1) кунджа (1) микижа (1) хариус (1)	сима нерка кета

Примечание: обозначения зон: А — горная порожисто-водопадная река; В — горная река с неразвитым рельефа дна (перекатов); С — горная река с выраженным рельефом дна (с перекатами); D — равнинные реки с перекатами; Е — равнинная река без перекатов (болотная река); F — равнинная река на приустьевом участке

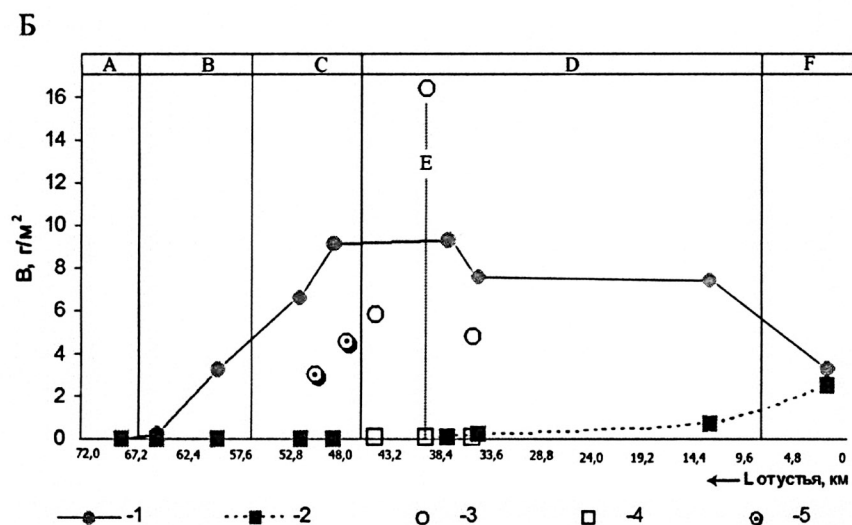
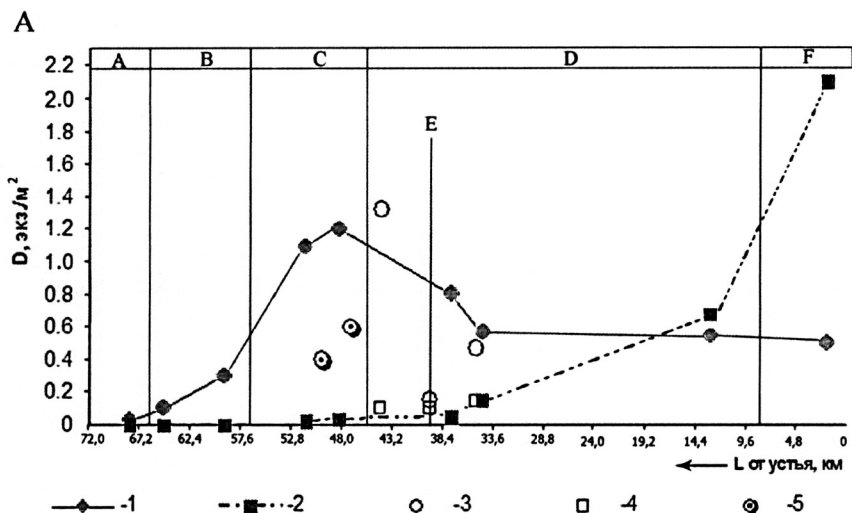


Рис. 3. Изменение средней июльской плотности обитания — $D, \text{экз./м}^2$ (А) и биомассы — $B, \text{г/м}^2$ (Б) молоди и жилых рыб в продольном профиле бассейна. Показатели для: 1 — лососевидных рыб в главном русле р. Начилова, 2 — колюшек в главном русле р. Начилова, 3 — лососевидных рыб в р. Микочева, 4 — колюшек в р. Микочева, 5 — лососевых рыб в руч. Предгорный; обозначения зон как в табл. 3.

Колебания численности и соотношения видов в разных зонах происходят асинхронно, что не позволяет экстраполировать учетные ихтиологические данные, полученные на одной станции, на весь бассейн.

Глава 7. Выделение и анализ пространственных группировок молоди лососевых рыб в р. Начилова. Обособление пространственных группировок молоди рыб, под которыми понимается совокупность особей одного вида, имеющих те или иные биологические особенности вследствие развития и (или) продолжительного обитания в пределах определенной зоны реки с характерным диапазоном условий (Коновалов, 1980; Иванков, 1985), изучено на примере двух видов — кижуча с ярко выраженным территориальным поведением (Martel, 1996; Quinn, Peterson, 1996) и менее территориальной мальмы (Савваитова, 1989; Живоглазов, 2004). Сравнение группировок из разных зон выполнено на основе анализа пластических и меристических признаков (Правдин, 1966), длины и массы тела, структуры чешуи и отолитов одnorазмерных особей, собранных одновременно (июль) на 9-ти станциях.

Установлено, что на фоне отсутствия различий по меристическим признакам, выборки двухлеток из разных зон достоверно различаются по 5—19 из 25 индексов пластических признаков (попарное сравнение по критерию Стьюдента, распределение индексов проверено на нормальность, достоверных различий по дисперсии не получено). При многофакторном разделении кижуча в функцию многомерной дискриминации включаются 18 индексов, при разделении мальмы — 13 индексов. Наибольшие различия получены по признакам, характеризующим положение и длину плавников, высоту тела и диаметр глаза, что связано с особенностями локомоции и ориентации в потоке, характер которого различается в разных зонах. Средняя групповая и индивидуальная скорости роста молоди кижуча различаются в соседних зонах в 1,5—2 раза, длина приростов чешуи — в 1,5 раза. Групповая скорость роста мальмы между зонами практически не различается, при этом размеры отолитов в выборке экологически однородной молоди из горных русел без перекатов

достоверно больше (в 1,5 раза), чем выборках из среднего и нижнего течения бассейна.

Таким образом, у кижуча выделяются 3 группировки двухлеток: горных русел с перекатами, равнинных русел с перекатами и болотных русел; у мальмы — 2 группировки: горных русел без перекатов и горных - равнинных русел с перекатами. Судя по размаху изменчивости всех признаков, приустьевые группировки кижуча и мальмы формируются за счет местной молодежи, а также иммигрантов из вышележащих зон и поднявшихся из р. Большая.

На основе анализа индексов пластических признаков и скоростей роста показано, что различия между зональными группировками двухлеток кижуча и мальмы выше межгодовых различий в одной зоне, различий между рыбами с разных станций в пределах одной зоны и различий между двухлетками разного размера из уловов одной станции, что дополнительно подтверждает устойчивость пространственных группировок.

Методически важно, что в связи с обнаруженной фенотипической подразделенностью молодежи лососевых рыб внутри одной популяции, характеристику видов в биотопически разнородной среде следует давать с учетом пространственной изменчивости признаков. В противном случае можно получить достоверные различия между выборками молодежи двух соседних рек, определяемые спецификой условий обитания в разных зонах, а не биологическими особенностями популяций этих рек.

Глава 8. Особенности питания молодежи рыб в связи с разнообразием условий обитания в р. Начилова. Изучены изменения питания кижуча вдоль продольного профиля бассейна, а также пищевые отношения рыб в зоне наибольшего разнообразия ихтиофауны.

Исследована кормовая база молодежи и жилых рыб, главным источником питания которых (более 90 % кормовых объектов) в июле служат водные личинки и куколки амфибиотических насекомых, образующие основу макрозообентоса, а также их воздушные стадии и прибрежные насекомые. В верховьях бассейна средняя биомасса бентоса достигает 25 г/м² дна,

среднесуточная интенсивность дрефта водных, воздушных и наземных беспозвоночных — $0,024 \text{ г/м}^3$ потока. На горных руслах в среднем течении биомасса бентоса снижается до 12 г/м^2 , дрефта — до $0,016 \text{ г/м}^3$. На равнинных руслах показатели составляют в среднем 11 г/м^2 и $0,003\text{—}0,007 \text{ г/м}^3$. В устье за счет крупных бокоплавов, червей и моллюсков обилие бентоса возрастает до $18\text{—}19 \text{ г/м}^2$, биомасса дрефта падает до $0,002 \text{ г/м}^2$. На участке болотного русла, представляющего собой проточенный в торфянике канал, насекомые в бентосе почти отсутствуют, его биомасса не превышает 5 г/м^2 , дрефта нет.

Спектры питания молоди массового в бассейне кижуча схожи (устойчивы) как в разных зонах, так и в смежные годы. В июле по количеству в пищевом комке везде преобладают имаго роящихся наземных (в среднем 23 % заглоченных объектов в желудках сеголеток и 74 % объектов в желудках двухлеток), наземные беспозвоночные (4 и 9 % соответственно), личинки хирономид (50 и 6 %) и поденок (4 и 3,5 %). С уменьшением интенсивности дрефта вниз по течению реки средний индекс наполненности желудков падает со 100 до 52 ‰, роль воздушных и наземных насекомых в питании сеголеток возрастает на 54 %, в питании двухлеток — на 27 %. Межгодовые различия во встречаемости основных семейств донных организмов в питании двухлеток на одной станции составляют не более 3—4 %.

В нижнем течении р. Микочева, отличающемся сложной структурой населения рыб, наиболее интенсивно питается молодь симы и хариуса (средний индекс наполненности желудков 146 и 151 ‰ соответственно). Пустые и полупустые желудки обнаружены только у мальмы (средний индекс 82 ‰). Спектры питания всех видов и размерно-возрастных групп лососевидных рыб перекрываются, т.к. включают все группы водных и околородных организмов: от чисто донных плоских червей до наземных жуков (рис. 4). Единственный факультативный хищник сообщества — крупная кунджа, однако массовая доля рыбы от ее пищевого комка не превышает 3 %. Непищевые объекты (песчинки, растительные остатки и т.п.) встречаются у 30 % обследованной молоди

лососевых рыб, их массовая доля в пище не превышает 1,5—2 %. В это же время более чем у 50 % молоди хариуса в желудках встречены проростки водного лютика и рдестов с целыми корешками, по массе составляющие около 10 % пищевого комка. По-видимому, хариус целенаправленно схватывает укоренившиеся проростки со дна.

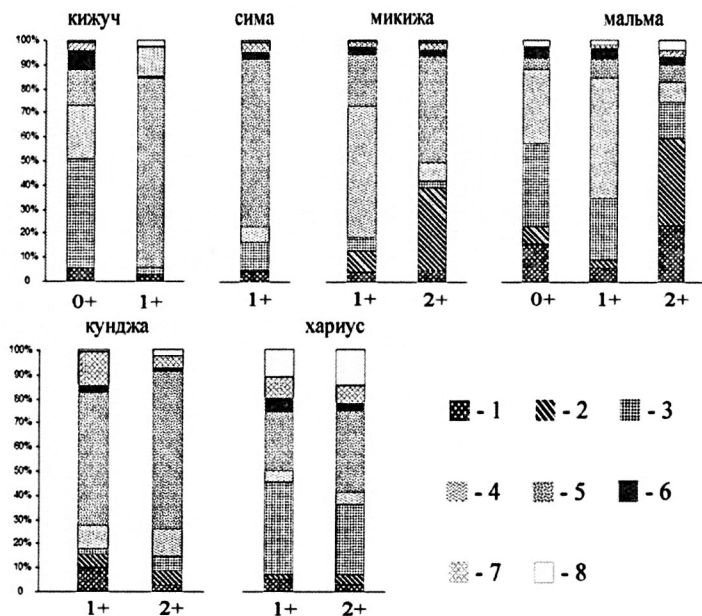


Рис. 4. Количественный состав пищи молоди лососевидных рыб в нижнем течении р. Микочева в июле 2003 г.: 1 — личинки поденок и веснянок, 2 — личинки ручейников, 3 — личинки хирономид, 4 — личинки мошек и тигулид, 5 — роящиеся насекомые, 6 — куколки и субимаго амфибиотических насекомых, 7 — наземные беспозвоночные, 8 — прочие пищевые объекты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование сообществ гидробионтов на всем протяжении р. Начилова, дренирующей основные ландшафты западной Камчатки (горные склоны, предгорья, увалистая равнина, болотистое плато и приморская низменность), происходит под влиянием ключевых факторов среды, характерных для

большинства малых рек и ручьев региона. Благодаря разнообразию условий в бассейне, изученную малую реку можно признать модельной, а представленный материал — отражающим основные закономерности продольного изменения структуры населения рыб под влиянием наиболее значимых для большинства местных рек факторов среды.

Структура населения экологических зон одного типа в разных реках совпадает в случае соответствия признаков подобия этих зон (Михайлов и др., 2005). Из комплекса таких признаков для западной Камчатки выделено 5 минимально достаточных: высота водосбора с точки зрения его горного, предгорного или равнинного положения; тип русла; морфология русла; предельная водность (расход); крупность русловых отложений. В случае несоответствия признаков подобия требуется ввод поправочных коэффициентов, что является основой для экстраполяции данных, полученных на модельной реке, на другие реки и ручьи с учетом их экологического зонирования.

ВЫВОДЫ

1) В соответствии со сменой предельных значений уклонов дна и расходов по длине бассейна р. Начилова происходит последовательная смена 6 экологических зон: несформировавшиеся и прямолинейные горные порожиство-водопадные русла, образованные биотопами 3 типов; относительно прямолинейные горные русла с неразвитым рельефом дна, образованные биотопами 6 типов; разветвленные горные русла с развитым рельефом дна, образованные биотопами 8 типов; меандрирующие равнинные русла с развитым рельефом дна (биотопы 8 типов); меандрирующее болотное русло без форм рельефа и обособленных биотопов; меандрирующее равнинное русло с одиночными разветвлениями на приустьевом участке (8 типов биотопов).

2) Распределение рыб по бассейну характеризуется устойчивой зональностью, обусловленной сменой типов и морфологии русел. Смена зон вниз по течению сопровождается ростом разнообразия мест нереста и обитания, а также структуры населения рыб. На горных руслах воспроизводятся и обитают от 1 до

6 видов рыб, на равнинных — от 8 до 13 видов. Максимальное разнообразие молоди и жилых форм рыб наблюдается в приустьевой зоне.

3) Численность и биомасса молоди и жилых лососевидных рыб достигают максимальных значений на границе зон горных и равнинных русел, где в месте перегиба продольного профиля реки наблюдается максимальное разнообразие биотопов. Численность и биомасса колюшек достигают максимальных значений в приустьевой зоне, где из-за подпора от главной реки наблюдается максимальная стабильность условий.

4) Многолетняя динамика структуры населения и численности рыб не совпадает в разных зонах бассейна. Доля молоди массовых видов рыб и плотность заселения зон в смежные годы могут изменяться в 2—4 раза. Межгодовые различия в структуре населения внутри зон всегда меньше, чем различия населения рыб между зонами.

5) В структуре рыбного населения выделяются территориальные группировки молоди кижуча и мальмы, приуроченные к отдельным экологическим зонам и характеризующиеся различными комбинациями признаков (линейно-весовым показателям, пластическим признакам, размерам чешуи и отолитов.). Различия между группировками достоверно выше межгодовых различий внутри зон, различий между молодью с разных участков в пределах одной зоны и аллометрических различий одновозрастной молоди.

6) Более 95 % кормовых объектов молоди и жилых лососевидных рыб в бассейне составляют личинки, куколки и имаго насекомых, потребляемые со дна (бентос), в толще (дрифт) и с поверхности воды. С уменьшением крупности донных отложений и скорости течения вниз по течению биомасса бентоса снижается в 2 раза; дрифт водных, воздушных и наземных беспозвоночных сокращается в 5 раз. В устье биомасса бентоса резко увеличивается за счет появления крупных бокоплавов и моллюсков, которые выше по течению встречаются единично.

7) Спектр питания молоди кижуча, наиболее массового вида, оставался практически неизменным по длине реки во все годы исследования. В зоне

равнинных русел с максимальным разнообразием рыбного населения наблюдается значительное перекрытие спектров питания между разными размерно-видовыми группами лососевидных рыб. Снижение пищевой конкуренции достигается за счет расхождения рыб по разным горизонтам потока (верхний — кижуч, сима и кунджа; средний — микижа; нижний — мальма) и местообитаниям (плесы и омуты — кижуч и мелкая кунджа; системы перекатов — микижа, мальма и крупная кунджа).

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Есин Е.В.**, Чалов С.Р., Шульгина Е.В. 2004. Изменение структуры сообщества молоди в речном континууме на примере малых лососевых рек (западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский. Вып. 5. С. 47–51.
2. **Есин Е.В.** 2005. Продольное изменение биоценоза ритрали в континууме малой предгорной реки Начилова (бассейн р. Большая, Западная Камчатка) // Доклады XII международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов–2005", секция Биология. Москва: Изд-во МГУ. С. 78–80.
3. Ермакова А.С., **Есин Е.В.**, Чалов С.Р. 2005. Разнообразие условий среды обитания и структуры сообществ молоди рыб в водотоках бассейна р. Большой. Предварительные выводы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский. Вып. 6. С. 56–60.
4. Леман В.Н., **Есин Е.В.**, Чалов С.Р., Чебанова В.В. 2005. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне (река Начилова, Западная Камчатка) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 18–35.
5. **Есин Е.В.**, Манухов А.И. 2006. Пространственная структура населения молоди мальмы в связи с биотопическим разнообразием среды обитания (бассейн р. Большая) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский. Вып. 7. С. 70–72

6. Chalov S.R., **Есин Е.В.** 2007. Influence of the channel patterns types on the stream communities of the Kamchatka peninsula rivers // Proceedings of the tenth international symposium on river sedimentation, Moscow. Vol. 5. P. 31–37.
7. **Есин Е.В.** 2007. Межгодовые изменения состава и численности летней ассамблеи молоди рыб в нижнем течении р. Микочева (западная Камчатка, бассейн р. Большая) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский. Вып. 8. С. 42-45.
8. **Есин Е.В.** Леман В.Н. 2008. Распределение рыб и биотопическая структура бассейна малой лососевой реки (р. Начилова, западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. №. 1. С. 57–67.
9. **Есин Е.В.** 2008. О выделении и анализе пространственно-временных группировок молоди кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) в бассейне малой лососевой реки Начилова (западная Камчатка) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 302-316.
10. Чебанова В.В., **Есин Е.В.** 2008. Применение метода общей дискриминации для анализа связи структуры сообществ макрозообентоса с типами водотоков // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 16-24.
11. **Есин Е.В.** 2008. Зимние места обитания молоди и взрослых жилых рыб в бассейне малой лососевой реки Начилова (западная Камчатка) // Современное состояние водных биологических ресурсов. Владивосток. С. 355-359.
12. Леман В.Н., **Есин Е.В.** 2008. Иллюстрированный определитель лососеобразных рыб Камчатки. М.: Изд-во ВНИРО, 100с.



Подп. в печать 22.10.08 Объем 1,5 п.л. Тираж 100 экз. Заказ 450

ВНИРО. 107140, Москва В. Красносельская, 17

10-